

УДК 636.082.22/639.3.034.2

КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА ЛОСОСЕВЫХ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ САМОК ЛАДОЖСКОЙ ПАЛИИ *Salvelinus lepechini* Gmelin 1788)

© 2021 г. Н. И. Шиндавина¹, В. Я. Никандров¹, А. А. Лукин¹, *

¹Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства, пос. Ропша, Ленинградская обл., Россия

*e-mail: fsgzr.lo@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.12.2020 г.

После доработки 10.12.2020 г.

Принята к публикации 10.12.2020 г.

Одна из основных задач при выращивании лососевых рыб в искусственных условиях для получения качественного потомства — ранний отбор элитных особей, в первую очередь самок, выявить которых на ранних этапах созревания икры довольно непросто. Для решения этой проблемы самок маточного стада ладожской палии, выращенных в заводских условиях, оценивали по выживаемости зародышей на разных стадиях развития и личинок до начала их активного питания. В процессе эмбриогенеза выявлены значительные различия по выживаемости зародышей и личинок, которые в высокой степени зависели от качества яйцеклеток. То есть решающее значение имело влияние материнского организма. Установлено, что критерием качества икры может служить скорость развития эмбрионов на стадии эпиболии. Выживаемость эмбрионов на разных стадиях развития коррелировала с выживаемостью личинок, что позволяло проводить раннюю оценку самок и прогнозировать выход потомства. Самки с высоким процентом неоплодотворенных яйцеклеток характеризовались пониженной выживаемостью зародышей и личинок из оставшейся части оплодотворенной икры. Учитывая закономерности биологии развития, можно предположить, что качество неоплодотворенных яйцеклеток находится под воздействием генома самки, а при развитии зародышей начинают действовать механизмы, контролируемые совместным геномом отцовского и материнского организмов. Поэтому жизнестойкость потомства, проявившаяся на ранних стадиях эмбриогенеза, в значительной степени сохраняется при дальнейшем развитии зародышей и личинок.

Ключевые слова: ладожская палия, самки, икра, выживаемость, эмбриогенез, эпиболия

DOI: 10.31857/S0042132421030091

ВВЕДЕНИЕ

Согласно данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации объединенных наций (ФАО), в 2018 г. производство рыбы в мире достигло пикового объема и составило 178.5 млн т, из которых на долю промышленного рыболовства пришлось 96.4 млн т. Следует отметить, что показатели добычи рыбы последние 10–15 лет держатся на относительно постоянном уровне — 89.6–96.4 млн т (ФАО, 2020). Доля отечественного промышленного рыболовства, по экспертным оценкам, находится в пределах 5.0 млн т. Мировое рыболовство подошло к черте, за которой наращивать объемы промысла крайне сложно. Единственный способ, позволяющий увеличить потребление рыбной продукции, — выращивание рыбы в искусственных условиях. Уже сейчас почти половина всей рыбопродукции, потребляемой в пищу, производится из выращенной в аква-

культуре рыбы. Объем продукции аквакультуры в 2019 г. составил 82.1 млн т, и нет сомнений, что ее доля на международном рынке будет только расти (ФАО, 2020). Согласно экспертным оценкам, для удовлетворения мировой потребности в рыбе, ее производство на рыбоводных предприятиях должно увеличиться к 2050 г. до 140 млн т. При этом Россия, располагающая крупнейшими в мире водными ресурсами, производит в настоящее время порядка 0.2% мировой продукции аквакультуры.

Огромные территории нашей страны, расположенные на Севере, позволяют активно развивать холодноводное индустриальное рыбоводство, получая высококачественную деликатесную продукцию в широком ассортименте. Однако в настоящее время российские рыбоводные хозяйства северных регионов ориентированы на производство в основном двух видов лососевых рыб:

радужной форели *Oncorhynchus mykiss* и атлантического лосося *Salmo salar* L., так как эти виды традиционно выращиваются на севере Европы, США и Канады. Это позволяет приобретать за рубежом посадочный материал и корма для производства товарной рыбы, но данная направленность усиливает зависимость от импорта, последствия которого при введении санкций могут быть катастрофическими для рыбоводов. Решению проблемы может способствовать введение в аквакультуру рыб, обитающих в отечественных водоемах.

С этой точки зрения, перспективные объекты аквакультуры арктической зоны России — лососевые и сиговые рыбы, среди которых род *Salvelinus* (гольцы) занимает особое место. Встречаются различные экологические формы этого вида, как проходные (Новая Земля, бас. Карского моря), так и крупные жилые: ладожская и онежская палия, даватчан из оз. Фролиха в Забайкалье, боганидская палия и голец Дрягина из таймырских озер, каменный голец из бас. р. Камчатка, длинноголовый и белый гольцы из оз. Кроноцкого на Камчатке и др. (Атлас..., 2002). В европейской части России вне сплошного ареала представитель этого комплекса — палия *S. lepechini* Gmelin — встречается в Ладожском и Онежском озерах. Везде, где обитают проходные, озерно-речные, озерные, речные и ручьевые формы (экотипы) гольцов, они являются ценным объектом местного промысла. Каждый из этих экотипов имеет особенности миграций, питания, роста и размножения, что дает возможность осуществлять поиск перспективных популяций в природных водоемах, позволяющих вести их гибридизацию между собой для достижения эффекта гетерозиса и создания быстрорастущих пород. Эволюционно адаптированный к полярным условиям арктический голец является перспективным объектом для аквакультуры Севера России, уникальным объектом селекционной работы (Лукин и др., 2016; Журавлева, 2018).

При искусственном разведении рыб, особенно лососевых, первоочередная цель — создание маточных стад производителей, весь жизненный цикл которых проходит в заводских условиях. При этом возникает целый ряд селекционных задач, направленных на повышение эффективности заводского разведения. Наиболее актуальным при формировании маточных стад является отбор лучших производителей, а важнейшим критерием их оценки — качество потомства. Нами была предпринята попытка решения этой проблемы на примере ладожской палии, содержащейся в искусственных условиях.

Ладожская палия — эндемик Ладожского оз., относящийся к ценным видам рыб, единственный представитель лососевых, сохранивший здесь промысловое значение. Численность этого

вида в последние десятилетия поддерживается благодаря искусственному воспроизводству. В начале века около 60% промыслового стада составляли особи, выращенные на рыбозаводах (Китаев и др., 2005).

Цель предлагаемого исследования — ранняя диагностика выживаемости потомства лососевых рыб на основе индивидуальной оценки самок ладожской палии заводского стада с использованием показателей качества икры, выживаемости эмбрионов и личинок до их перехода на смешанное питание.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили на базе Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства, филиал ФГБУ “Главрыбвод”. Объект исследования — впервые созревшие самки ладожской палии в возрасте 4+, которые относятся к третьему поколению рыб, содержащихся в заводских условиях.

Исходное маточное стадо заложено в 1999 г. из икры палии, отловленной в Ладожском оз. на естественных нерестилищах. Выращивание рыб проводят в закрытом помещении в проточных бассейнах с ключевым водоснабжением. Температура воды зимой — 4,5°C, летом — 6,0–14,0°C. Корм рыб — гранулированные датские корма “БиоМар”. Диагностику самок на готовность к нересту проводили один раз в неделю. Для проведения экспериментальных работ в конце октября произвольно были отобраны 20 самок, готовых к нересту. У рыб определяли массу (г) и длину тела (см) по Смитту — расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Отбор (сцеживание) икры проводили вручную. Количество икры и абсолютную плодовитость определяли порционно-весовым методом. Вычисляли также среднюю массу икринки (мг) и рабочую плодовитость самок. При работе с производителями применяли в качестве анестетика гвоздичное масло концентрацией 0,15–0,2 мл на 1 литр воды в течение 2–3 мин.

Для оплодотворения икры использовали самцов в возрасте 4+, сперму у которых получали путем ручного отцеживания в отдельные пробирки. Подвижность сперматозоидов проверяли под микроскопом. Для осеменения оставляли только те порции, где все 100% спермиев были активными.

Икру от каждой самки осеменяли свежеприготовленной смесью спермы 3–9 самцов в избыточном объеме для того, чтобы минимизировать влияние отдельных самцов на качество оплодотворенной икры. Таким образом, было заложено 20 вариантов опыта для оценки качества икры. Каждый вариант инкубировали на отдельной рамке инкубационного аппарата в условиях по-

стоянной проточности 10 л/мин. Площадь рамки 40×40 см². Количество икринок на каждой рамке различались и составляли от 1300 до 3800 шт. При инкубации икры и выдерживании личинок температура воды была постоянной: $6 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$.

Погибшие икринки, после того как они утрачивали прозрачность и становились белыми вследствие коагуляции желточного белка, отбирали каждые 2–3 дня, что впоследствии учитывалось при обработке данных по жизнеспособности потомства на разных стадиях их развития. Репродуктивный потенциал самок оценивали по уровню оплодотворяемости икры и выживаемости эмбрионов и личинок.

Оценку проводили на разных этапах эмбриогенеза.

Первый этап проведен на 15-е сутки инкубации — на стадии обрастания желтка бластодермой зародыша (эпиболлии). Пробы из 35 икринок от каждой самки помещали в раствор спиртово-уксусной смеси (1 : 3) для просветления оболочки и визуально определяли количества развивающихся зародышей и неоплодотворенной икры. По соотношению этих показателей в пробе вычисляли оплодотворяемость икры (%).

Второй этап проводили на 19-е сутки развития — на стадии завершения эпиболлии: количество живых икринок относительно исходного количества инкубируемой икры — показатель выживаемости эмбрионов на стадии эпиболлии (%).

Третий этап оценки — стадия пигментации глаз у зародышей. Общую потерю икры определяли по сумме икринок, погибших в период инкубации, и неоплодотворенной икры, сохранившей живую структуру до наступления стадии пигментации глаз у развивающихся зародышей. В это время можно было визуально различить икру с живыми эмбрионами, заметными через оболочку, и неоплодотворенные икринки, которые удаляли из опыта. Отношение численности живых эмбрионов к исходному количеству икры — показатель выживаемости эмбрионов на стадии пигментации глаз (%).

Четвертый этап проводился на 73-е сутки после завершения эмбрионального развития — на начальной стадии личиночного развития. В это время по количеству вылупившихся зародышей относительно исходного количества икры была получена оценка выживаемости эмбрионов на стадии вылупления (%).

После вылупления личинок наблюдения проводили только в период их эндогенного питания. Учитывали погибших личинок, а также уродливых особей, которые были потенциально нежизнеспособны (двухголовые, сросшиеся телами на одном желточном мешке), или особей с аномалиями, препятствующими нормальному росту и развитию (сильные искривления позвоночника и др.).

Выживаемость личинок (%) оценивали, сравнивая количество нормальных личинок в период перехода их на активное питание с исходным количеством вылупившихся личинок.

Кроме того, критериями для оценки качества икры являлись:

- степень развития эмбриона на стадии эпиболлии;
- сроки сохранения живой структуры у неоплодотворенной икры в период инкубации.

Степень развития эмбрионов определяли на 15-е сутки эмбриогенеза в пробе из 35 икринок, взятых от каждой самки. После просветления оболочки икры в спиртово-уксусном растворе (в соотношении 1 : 3) становились отчетливо видны ярко-желтая поверхность желтка и степень его обрастания светлой непрозрачной бластодермой зародыша. Площадь, занимаемая бластодермой зародыша, относительно всей поверхности желтка (%), отражала уровень эпиболлии, или степень развития эмбриона в данный момент. Оценку проводили визуально с привлечением двух операторов, чтобы снизить субъективность.

Для изучения свойств неосеменной икры от каждой самки брали порцию овулировавших икринок (250–350 шт.) и помещали на инкубацию в отдельные ячейки инкубационной рамки. По количеству погибших икринок и по времени их гибели от начала инкубации определяли статистический показатель срока (сутки) массовой гибели икринок для каждого варианта проверки.

Статистический анализ проводили по стандартным методикам (Лакин, 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованные самки существенно различались по размерным и репродуктивным показателям (табл. 1). Крупные особи превосходили мелких по массе тела в 2.5 раза, а по длине в 1.2 раза. Различия между крайними показателями плодовитости достигали 3.5 раз. Плодовитость положительно коррелировала с массой и длиной тела: $r = 0.71$ и 0.58 ($p < 0.01$) соответственно. Средняя масса икринок не была связана ни с массой, ни с длиной тела, ни с плодовитостью самок.

Оценка потомства по оплодотворяемости икры и выживаемости эмбрионов и личинок

Оплодотворяемость икры исследованных самок в среднем была высокой — 86%, меняясь в пределах от 50 до 100% (табл. 2). При этом у 75% рыб уровень оплодотворения был выше или равен 80%.

Согласно данным о динамике гибели икры, погибшие икринки начали появляться в потомстве всех самок на 16-е сутки, и в последующие

Таблица 1. Характеристика самок по размерно-весовым и репродуктивным показателям

Показатель	$M \pm m$	lim	CV, %
Средняя масса тела, г	2216 ± 119.4	1390–3450	24.1
Длина тела, см	56.7 ± 0.7	50.8–62.2	6.2
Плодовитость, шт.	3446 ± 230.1	1537–5340	29.9
Средняя масса икринки, мг	82.9 ± 1.9	66–100	10.6

Примечание: $M \pm m$ — среднее и его статистическая ошибка, lim — пределы варьирования признака, CV — коэффициент вариации — статистический показатель, представляющий процентное отношение среднего квадратического отклонения к средней арифметической (Лакин, 1980). Здесь и для табл. 2 и 4.

Таблица 2. Оплодотворяемость икры и выживаемость эмбрионов и личинок (%)

Показатель	$M \pm m$	lim	CV, %
Оплодотворяемость икры	83 ± 3.1	50–100	16.8
Выживаемость эмбрионов:			
– на стадии эпиболии	91 ± 2.6	57–100	13.1
– на стадии пигментации глаз	73 ± 5.4	29–99	33.2
– на стадии вылупления	52 ± 6.5	2–92	55.4
Выживаемость личинок	83 ± 4.5	28–98	24.2

дни их количество постепенно возрастало. На 19-е сутки развития выживаемость эмбрионов в среднем была высокой, но уже проявлялись значительные различия между вариантами (табл. 2).

На 47-е сутки инкубации у зародышей были полностью пигментированы глаза и хорошо выражена сеть кровеносных сосудов, благодаря чему развивающиеся икринки можно было визуально отличить от неоплодотворенной икры, сохранившей живую структуру. Она была удалена из всех вариантов опыта. Количество неоплодотворенной икры составляло в среднем 4% (от 0 до 26% в отдельных вариантах), а количество погибших икринок — 23%. Таким образом, средний уровень выживаемости эмбрионов достигал 73%. При этом от стадии к стадии увеличивается диапазон различий между отдельными вариантами и, соответственно, возрастает коэффициент изменчивости (табл. 2). На 73-е сутки инкубации после завершения эмбриогенеза выживаемость эмбрионов составляла в среднем 52%. Различия в уровне выживаемости потомства у отдельных самок, а также коэффициент изменчивости достигали самого высокого уровня (табл. 2).

Выживаемость личинок в период эндогенного питания составляла в среднем 83% (табл. 2). При этом количество погибших особей — всего 3%, а остальные 14% представлены личинками с внешне выраженными уродствами, препятствующими дальнейшему нормальному развитию. Самые распространенные аномалии: сколиоз (в потомстве всех самок), выраженный в разной степени, и водянка желточного мешка (85%). Почти у половины самок (40%) в потомстве встречались так

называемые сямские близнецы — двойные зародыши, сращенные разными частями тела на одном желточном мешке.

Результаты корреляционного анализа полученных данных показали, что выживаемость потомства не была связана ни с массой и размерами тела самок, ни с их плодовитостью. Средняя масса икринок отрицательно коррелировала с уровнем их оплодотворяемости. Достоверная взаимосвязь высокого уровня значимости была выявлена между большинством показателей, полученных при оценке выживаемости эмбрионов на разных стадиях развития и личинок (табл. 3).

При температуре 6°C процесс эпиболии начался на 10–12 сут и завершился на 19–21 сут инкубации.

Оценка эмбрионов по уровню эпиболии

На 15-е сутки уровень обрастания желтка blastодермой зародыша достигал в среднем 61%, варьируя в пределах от 40 до 100% у отдельных икринок. У икры, полученной от разных самок, также были отмечены значительные различия, как по уровню обрастания желтка, так и по изменчивости этого признака (табл. 4).

Ярко выраженный характер проявления таких различий был показан на примере четырех самок, выбранных случайно из экспериментальных особей (табл. 5).

Потомство у первых двух самок достоверно различалось по уровню обрастания желтка: у самки № 19 энтодерма зародыша занимала примерно

Таблица 3. Достоверные коэффициенты корреляции (r) между признаками

Пары признаков		r
Оплодотворяемость икры	Средняя масса икринки	–0.51**
	Выживаемость эмбрионов на стадии пигментации глаз	0.71**
	Выживаемость эмбрионов на стадии вылупления	0.68**
	Выживаемость личинок	0.47*
Выживаемость эмбрионов на стадии вылупления	Выживаемость эмбрионов на стадии эпиболии	0.76**
	Выживаемость эмбрионов на стадии пигментации глаз	0.96**
	Выживаемость личинок	0.79**
Выживаемость личинок	Выживаемость эмбрионов на стадии эпиболии	0.78**
	Выживаемость эмбрионов на стадии пигментации глаз	0.73**

Примечание: уровень значимости p : * < 0.05, ** < 0.01. Здесь и для табл. 6 и 7.

Таблица 4. Уровень эпиболии и ее вариабельность (%)

Признак	$M \pm m$	lim	CV, %
Уровень эпиболии	61 ± 2.3	46–88	16.8
Вариабельность по уровню эпиболии	12.6 ± 1.31	7.3–34.8	46.4

Таблица 5. Индивидуальная оценка самок по уровню эпиболии

№№ самки	Уровень эпиболии, %							$X \pm m_x$	CV, %
	40	50	60	70	80	90	100		
	количество эмбрионов, %								
1				15	20	45	20	88 ± 2.3	11.6
19	45	45	10					46 ± 2.0	14.5
7	20	60					20	56 ± 8.7	34.8
17			65	35				64 ± 1.2	7.8

Примечание: $X \pm m_x$ – это среднее значение уровня эпиболии у эмбрионов в потомстве самки и его статистическая ошибка; CV – коэффициент вариации уровня эпиболии.

половину поверхности желтка, тогда как у самки № 1 процесс эпиболии приближался к завершению. При этом в обоих вариантах индивидуальные различия эмбрионов по уровню эпиболии менялись в небольших пределах, коэффициенты изменчивости у них были близки по значению. У следующих двух самок средний показатель степени обрастания желтка имел близкие значения, но при этом у самки № 17 различия составляли 10%, а у самки № 7 они варьировали в пределах от 40 до 100%, что отразилось на коэффициентах изменчивости.

Показатели уровня эпиболии и вариабельности этого признака достоверно коррелировали с показателями жизнеспособности икры и личинок (табл. 6). Согласно результатам оценки, чем выше был уровень обрастания желтка на момент исследования и чем ниже изменчивость этого признака в потомстве отдельных самок, тем более

высокой была жизнестойкость потомства. При этом взаимосвязь между показателями уровня обрастания и коэффициентами вариации не достигала достоверного уровня ($r = -0.27$; $p > 0.05$).

Оценка самок по срокам гибели неоплодотворенной икры

В период инкубации неосеменная икра и осеменная икра различались по динамике гибели. Прежде всего, не совпадали сроки начала гибели. Как было отмечено выше, в развивающейся икре побелевшие икринки начали появляться на 16-е сутки инкубации. В опыте с неоплодотворенной икрой начало гибели отмечали на 22-е сутки инкубации. Количество погибших икринок постепенно увеличивалось с каждым днем. На 47-е сутки суммарное их количество достигало в среднем 44%. При этом проявились

Таблица 6. Достоверные корреляции между уровнем эпиболии на 15-е сутки развития и жизнеспособностью зародышей и личинок

Пары признаков		<i>r</i>
Уровень эпиболии	Оплодотворяемость икры	0.68**
	Выживаемость эмбрионов на стадии пигментации глаз	0.55*
	Выживаемость эмбрионов на стадии вылупления	0.59**
	Выживаемость личинок	0.51*
Вариабельность по уровню эпиболии	Выживаемость эмбрионов при завершении эпиболии	−0.74**
	Выживаемость эмбрионов на стадии пигментации глаз	−0.49*
	Выживаемость эмбрионов на стадии вылупления	−0.58**
	Выживаемость личинок	−0.67**

Таблица 7. Достоверные корреляции между сроками массовой гибели неосеменной икры и выживаемостью эмбрионов и личинок

Пары признаков		<i>r</i>
Сроки массовой гибели неосеменной икры	Выживаемость эмбрионов при завершении эпиболии	0.77**
	Выживаемость эмбрионов на стадии пигментации глаз	0.52*
	Выживаемость эмбрионов на стадии вылупления	0.49**
	Выживаемость личинок	0.45*

большие различия по самкам: у трех самок погибла вся икра, а у двух самок гибель составляла всего 2 и 3%. На 74-е сутки по окончании инкубации у 70% самок погибла вся икра, и лишь у одной самки оставалось 13% живых икринок.

Статистический анализ данных показал, что срок массовой гибели неосеменной икры составлял в среднем 48 ± 2.0 сут и менялся в диапазоне от 30 до 66 сут. Этот показатель положительно коррелировал с выживаемостью эмбрионов на всех стадиях развития и личинок (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Самки палии, выращенные в заводских условиях, характеризовались большим разнообразием по размерно-весовым признакам, что также наблюдается в природных популяциях арктического гольца (Королева и др., 2020; Lukin, 2013). Это связано с тем, что интенсивность обменных процессов у каждой особи различается, и, как следствие, отличаются темпы роста.

В наших исследованиях плодовитость рыб коррелировала с массой и длиной тела самок на высоком уровне: $r = 0.71$ и 0.58 соответственно ($p < 0.01$). В то же время средняя масса икринок не была связана ни с величиной самок, ни с их плодовитостью.

Выживаемость эмбрионов и личинок не зависела ни от размерно-весовых, ни от репродуктивных характеристик самок. Отрицательная взаимосвязь была обнаружена между процентом

оплодотворения и средней массой икринок, то есть наблюдалась тенденция к снижению оплодотворяемости более крупной икры.

Полученные результаты важны для селекционной работы. Между тем, вопрос о влиянии размеров икры на жизнестойкость потомства до сих пор остается предметом дискуссии, поскольку результаты исследований носят противоречивый характер. Об этом свидетельствуют литературные данные, полученные для разных видов лососевых рыб (Pitman, 1979; Springate, Bromage, 1985; Estey et al., 1994; Barnes et al., 2003). Так, например, в исследованиях шведских специалистов, посвященных этому вопросу, не обнаружено зависимости выживаемости эмбрионов от величины икринок у арктического гольца (Jónsson, Svavarsson, 2000). Однако позже у этого же вида была выявлена положительная корреляция между средней массой икринок и выживаемостью личинок при температуре инкубации 2°C, а при 7°C взаимосвязь отсутствовала (Janhunen et al., 2010).

При оценке оплодотворяемости икры палии по количеству развивающихся зародышей в период эпиболии следует учитывать тот факт, что у палии в природных популяциях встречались оплодотворенные икринки, в которых развитие прекращалось на стадии гастрюляции, и их сложно визуально отличить от неоплодотворенной икры. Эти икринки погибали в период завершения эпиболии у нормально развивающихся эмбрионов. Количество таких икринок на природных нерестилищах составляло всего 3–4% (Павлов и др.,

1993). Учитывая редкость появления такой икры, можно полагать, что процент развития эмбрионов, полученный в нашем эксперименте, с большой точностью отражал достаточно высокий уровень оплодотворения икры. Наши данные согласуются с результатами ранее проведенных работ, когда при искусственном осеменении икры палии процент оплодотворения составлял 75–80% (Арендаренко, 1964). Такой же процент оплодотворения был отмечен у рыб на естественных нерестовых участках: 23% собранных икринок были неоплодотворенными (Павлов и др., 1993).

Для нормального развития икры ладожской палии были установлены оптимальные температурные пределы от 3.0 до 9.0°C (Павлов и др., 1993). В наших экспериментах инкубация проходила при температуре воды 6°C. Несмотря на благоприятные условия инкубации и высокий процент развития, выживаемость эмбрионов была низкой (в среднем 52%) и сильно варьировала в потомстве разных самок: от 2 до 92% (табл. 2). Мы полагаем, что различия были обусловлены индивидуальными особенностями самок и отражали значительную степень влияния материнского эффекта на характеристики потомства в ранний период развития. Наши данные согласуются с результатами исследований, проведенных на разных видах лососевых рыб: радужной форели (Craig, Harvey, 1984; Springate, Bromage, 1985; Patton et al., 2007), озерной формы кумжи (Lahnsteiner et al., 1999), чавычи (Barnes et al., 2003; Wipf, Barnes, 2012), где также отмечался высокий уровень разнообразия по выживаемости раннего потомства, определяемой индивидуальными особенностями самок. При этом не было обнаружено заметного влияния самцов на выживаемость эмбрионов и личинок (Nagler et al., 2000; Patton et al., 2007; Wipf, Barnes, 2012).

Различия по жизнестойкости потомства, проявившиеся на ранних стадиях эмбриогенеза, в значительной степени сохранялись при дальнейшем развитии зародышей и личинок. Об этом свидетельствовал высокий уровень корреляций между показателями выживаемости на всех этапах оценки. Ранее у самок радужной форели также была установлена взаимосвязь выживаемости икры на разных этапах эмбриогенеза и личиночного развития, начиная со стадии формирования зародышевого щитка и заканчивая подъемом личинок в толщу воды (Nagler et al., 2000).

Полученные нами данные позволяют проводить раннюю диагностику качества икры уже на стадии эпиболии и могут иметь практическую значимость при заводском разведении рыб, так как создают предпосылки для ранней оценки самок и возможности проведения отбора лучшей икры, полученной от этих самок для дальнейшего выращивания. Известно, что при одновременном

осеменении икры вылупление личинок происходит в течение нескольких суток, что является отражением индивидуальных различий эмбрионов по скорости развития. В экспериментах, проведенных на радужной форели и ладожской палии с использованием полиаллельных скрещиваний, было показано, что сроки массового вылупления личинок в значительной степени определялись воздействием материнского организма (Шиндавина, 1987; Павлисов, 2017). Такой же вывод был сделан при оценке самок арктического гольца (Leblanc et al., 2016).

Согласно полученным нами данным, как в потомстве отдельных самок, так и между самками были выявлены значимые различия зародышей по среднему уровню обрастания желтка и по величине коэффициента вариации этого признака. Эти особенности развития зародышей были связаны с их жизнеспособностью. Чем выше был уровень эпиболии и чем меньше было разнообразие по этому признаку в потомстве отдельных самок, тем более высокой была жизнестойкость эмбрионов и личинок (табл. 6). Вместе с тем взаимосвязь между показателями степени обрастания желтка и его изменчивостью не достигала достоверного уровня, то есть отставание в развитии зародышей не всегда сопровождалось асинхронностью развития. Тем не менее, асинхронность развития является определяющим фактором жизнеспособности зародышей, так как именно с этим признаком была связана гибель зародышей на самом раннем этапе оценки выживаемости эмбрионов на стадии эпиболии.

Таким образом, стадия эпиболии является важным этапом, в значительной степени определяющим последующее развитие и жизнеспособность зародышей и личинок. Скорость и синхронность развития зародышей могут служить диагностическими признаками для оценки самок по качеству икры.

Результаты оценки неосеменной икры показали, что ранние сроки ее гибели свидетельствовали о более низком качестве яйцеклеток. При осеменении икры этих самок наблюдали повышенную гибель эмбрионов и личинок. Взаимосвязь сроков массовой гибели неосеменной икры с выживаемостью зародышей и личинок позволяет сделать вывод о том, что качество яйцеклеток еще до осеменения в значительной степени предопределяет жизнеспособность потомства. Это еще раз подтверждает, что материнский эффект является доминирующим в период раннего развития потомства.

Нам пока не ясно, связаны ли ранние сроки гибели неоплодотворенной икры с биологией палии, или они проявились в условиях заводского разведения. Результаты изучения палии Онежского оз. показали, что неоплодотворенные икринки

могут сохранять живую структуру длительное время и погибают в основной массе, когда в нормальной икре завершается развитие эмбриона (Павлов и др., 1993). Этот процесс имеет большое значение при выживании кладки икры в природных условиях, так как препятствует развитию гнилостных процессов и сохраняет кладку икры до выхода личинок.

В наших исследованиях было показано, что исходная характеристика неоплодотворенных яйцеклеток по срокам сохранения их живой структуры и уровень развития эмбрионов в период эпителии в осемененной икре не были достоверно взаимосвязаны между собой, несмотря на то, что оба эти показателя коррелировали с выживаемостью эмбрионов и личинок. Возможно, это объясняется тем, что качество неоплодотворенных яйцеклеток находится под воздействием генома самки, а при развитии зародышей вступают механизмы, контролируемые совместно геномами отцовского и материнского организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования показали, что оценку качества икры можно проводить на самых ранних стадиях эмбриогенеза в период эпителии.

Критериями оценки являются относительное количество развивающихся зародышей, которое характеризует оплодотворяемость икры, а также степень развития эмбрионов и синхронность их развития на стадии эпителии. Эти три признака дополняют друг друга. При этом следует помнить, что процент оплодотворения и, следовательно, количество развивающихся эмбрионов зависят от взаимодействия трех факторов: готовности яйцеклеток к оплодотворению, оплодотворяющей способности сперматозоидов и биотехники осеменения. Жизнеспособность развивающихся зародышей и личинок зависит от качества яйцеклеток, которое формируется в ходе оогенеза, то есть зависит главным образом от индивидуальных особенностей материнского организма.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою благодарность научным сотрудникам Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства А.А. Павлисову, М.И. Липатовой и А.Г. Мосееву за помощь в работе с производителями палии.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендаренко Г.А. Палия как объект рыбоводства // Рыбное хозяйство Карелии / Ред. И.Ф. Правдин. М., Л.: 1964. Т. 8. С. 141–143.
- Атлас пресноводных рыб России. Т. 1 / Ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2002. 378 с.
- Журавлева Н.Г. Способы профилактики лечения заболеваний при выращивании арктического гольца — нетрадиционного объекта аквакультуры // Сб. статей по мат. междунар. науч.-практ. конф. “Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность” (Севастополь, 24–27 сентября 2018 г.) / Ред. Л.И. Лукина, Н.А. Бежин, Н.В. Лямина. Севаст.ГУ, 2018. С. 389–392.
- Китаев С.П., Ильмаст Н.В., Михайленко В.Г. Кумжи, радужная форель, гольцы и перспективы их использования в озерах северо-запада России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 110 с.
- Королева И.М., Терентьев П.М., Зубова Е.М. О воспроизводстве арктического гольца в водоемах бассейна озера Имандра // Тр. Фермановской науч. сессии ГИ КНЦ РАН. 2020. Т. 17. С. 292–296.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лукин А.А., Богданова В.А., Костюничев В.В., Королев А.Е. Перспективы развития аквакультуры в западной части Арктической зоны Российской Федерации. Арктика: экология и экономика. 2016. № 4 (24). С. 100–108.
- Павлисов А.А. Влияние качества половых продуктов и сочетаемости производителей заводского стада ладожской палии (*Salvelinus lepechini*) на особенности раннего развития потомства // Вестн. рыбохоз. науки. 2017. Т. 4. № 4 (16). С. 27–38.
- Павлов Д.А., Михайленко В.Г., Тимейко В.Н., Коновалов Е.С. Размножение и эмбрионально-личиночное развитие палии *Salvelinus alpinus lepechini* Онежского и Ладожского озер // Вопр. ихтиол. 1993. Т. 33. № 4. С. 539–549.
- ФАО. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. Меры по повышению устойчивости. Краткий обзор. ФАО, 2020. С. 26.
- Шиндавина Н.И. Сроки вылупления личинок радужной форели в зависимости от индивидуальных особенностей производителей // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 263. С. 44–53.
- Barnes M.E., Sayler W.A., Cordes R.J., Hanten R.P. Potential indicators of egg viability in landlocked fall chinook salmon spawn with or without the presence of overripe eggs // North Am. J. Aquacult. 2003. V. 65. P. 49–55.
- Craik J.C.A., Harvey S.M. Egg quality in rainbow trout. The relation between egg viability, selected aspects of egg composition, and time of stripping // Aquaculture. 1984. V. 40. P. 115–134.

- Estey F., Diaz N.F., Neira R., Fernandez X. Analysis of reproductive performance of rainbow trout in a hatchery in Chile // *Progr. Fish-Cult.* 1994. V. 56. P. 244–249.
- Janhunen M., Piironen J., Peuhkuri N. Parental effects on embryonic viability and growth in Arctic charr *Salvelinus alpinus* at two incubation temperatures // *J. Fish Biol.* 2010. V. 76. P. 2558–2570.
- Jónsson B., Svavarsson E. Connection between egg size and early mortality in arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Aquaculture*. 2000. V. 187. P. 315–317.
- Lahnsteiner F., Weismann T., Patzner R.A. Physiological and biochemical parameters for egg quality determination in lake trout, *Salmo trutta lacustris* // *Fish Physiol. Biochem.* 1999. V. 20. P. 375–388.
- Leblanc C.A., Kristjánsson B.K., Skúlason. The importance of egg size and egg energy density for early size patterns and performance of Arctic charr *Salvelinus alpinus* // *Aquacult. Res.* 2016. V. 47. P. 1100–1111.
- Lukin A.A. The present state of an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) population in Lake Imandra subjected to over-fishing // *J. Ichthyol.* 2013. V. 53. № 10. P. 1–5.
- Nagler J.J., Parsons J.E., Cloud J.G. Single pair mating indicates maternal effects on embryo survival in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Aquaculture*. 2000. V. 184. P. 177–183.
- Patton S.J., Stephanie K.L., Wheeler P.A., Thorgaard G.H. Maternal and paternal influence on early embryonic survival of androgenetic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): implications for measuring egg quality // *Aquaculture*. 2007. V. 263. P. 26–34.
- Pitman R.W. Effects of female age and size on growth and mortality in rainbow trout // *Progr. Fish-Cult.* 1979. V. 41. P. 202–204.
- Springate J.R.S., Bromage N.R. Effects of egg size on early growth and survival in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // *Aquaculture*. 1985. V. 47. P. 163–172.
- Wipf M.M., Barnes M.E. Parental male effects on landlocked fall chinook salmon progeny survival // *North Am. J. Aquacult.* 2012. V. 74. P. 443–448.

Criteria for Estimating the Artificial Reproduction Efficiency of Salmon Fish (on the Example of Females of the Lake Char *Salvelinus lepechini* Gmelin, 1778)

N. I. Shindavina^a, V. Ya. Nikandrov^a, and A. A. Lukin^{a, *}

^aFederal Selection and Genetic Center of Fish Farming, Ropsha village, Leningrad Region, Russia

*e-mail: fsgzr.lo@yandex.ru

One of the main tasks at growing salmon fish in aquaculture for obtaining high-quality offspring is the early selection of elite individuals, primarily females. It's difficult to identify elite females at the early stages of maturation. To solve the problem, females of the Ladoga lake char broodstock raised in factory conditions were evaluated by the survival rate of embryos at different stages of development and larvae before their active feeding. Significant differences in the survival rate of embryos and larvae, which largely depended on the quality of eggs, were found at embryogenesis. It means that the influence of the mother's organism was crucial. It was found that the rate of embryos development at the stage of epiboly can be a criterion for the quality of eggs. The survival of embryos at different stages of development correlated with the survival of larvae, which made it possible to make an early assessment of females and predict the output of offspring. Females with a high percentage of unfertilized eggs were characterized by reduced survival of embryos and larvae from the remaining part of the fertilized eggs. It can be assumed that the quality of unfertilized eggs is influenced by the female genome, but during the embryos development mechanisms controlled by the joint genome of the paternal and maternal organisms. Therefore, the viability of the offspring in the early stages of embryogenesis is largely preserved during the further development of embryos and larvae.

Keywords: Ladoga lake char, females, eggs, survival, embryogenesis, epiboly